

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program:

Biologie

Studijní obor:

Zoologie



Bc. Anna Holubová

Vliv prostředí na morfologické a strukturální charakteristiky evropských plžů

Influence of environment on morphological and structural characteristics of European
snails

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Konzultant: Arnošt L. Šizling, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze: 28.4.2015

Podpis:

Poděkování:

Děkuji RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D za trpělivé vedení, laskavý přístup, vstřícnost a cenné rady, díky kterým tato práce vznikla.

Děkuji Mgr. Arnoštovi Sizlingovi, Ph.D za vedení při statistických analýzách a za jeho ochotu při vysvětlování statistických metod i užitečné rady při psaní této práce.

Za částečné jazykové korektury práce a za korektury anglického abstraktu i za neuvěřitelnou trpělivost, pochopení a podporu děkuji svému příteli Karlovi Tejkalovi.

Děkuji i celé své rodině a přátelům za podporu při vytváření této diplomové práce.

1. Abstrakt

V předložené práci zkoumám vztahy morfologických charakteristik schránek evropských suchozemských plžů, prostředí, v kterém tito plži žijí a jejich způsobu života. Vytvořila jsem speciální soubor morfologických znaků, charakteristik prostředí i životních strategií suchozemských plžů z literárních zdrojů. Tento soubor byl spojen s unikátními daty ze sběrů podél severojižního gradientu Evropy a dané morfologické charakteristiky jednotlivých druhů byly zprůměrovány na populace vzorkových lokalit. Takto vytvořený soubor byl analyzován vícerozměrnou lineární regresí (GLM). V práci ukážu, že na barevný vzor má vliv zeměpisná šířka a vyskytuje se hlavně u plžů s širší schránkou. Široká schránka se vyskytuje také především u plžů s hladkým povrchem schránky a mělčími švy. Kalcifikované obústí schránky mají nejvíce plži v nižších nadmořských výškách. Plži se zuby v ústí schránky nebo s žebrováním na ulitě i s větší relativní výškou schránky žijí v oblastech s vyšším obsahem vápníku v hrabance. Hluboké švy na ulitě jsou více zastoupeny na schránkách s vyšší sezonalitou srážek. Právě v oblastech s vyšší sezonalitou srážek najdeme méně plžů s periostrakálními strukturami na schránce, naopak jejich vyšší zastoupení nalezneme v oblastech s větší pokryvností stromového patra. Ve společenstvech dlouhověkých plžů nacházíme méně zástupců se zuby v ústí schránky s žebrováním ulity či periostrakálními ulitami na povrchu schránky. Víceletí plži také mohou mít menší relativní výšku schránky. Naopak velkou relativní výšku mívají dendrofilní nebo skalní plži, ovšem u skalních plžů najdeme i hojně zastoupené plže s plochou schránkou. Dendrofilní plži mají také často na své schránce žebrování oproti tomu terrikolní plži mívají schránky hladké.

Klíčová slova

Mollusca, Gastropoda, suchozemský plž, ulita, tvar schránky, povrch schránky

Abstract

In this thesis, I explored the relationships among morphological characteristics of European land snail's shells, their environment and life strategies. I assembled a database of morphological traits, characteristics of the environment and life strategies of land snails from literary sources. This file was merged with unique dataset from field sampling along a latitudinal gradient through Europe and the morphological characteristics of each species were averaged on real populations from particular sites. This package was analyzed by multivariate linear regression (GLM). In this work I demonstrate that the color pattern is affected by latitude and occurs mainly in gastropods with wider shell. Wide shell also appears mainly in snails with a smooth shell surface and shallower suture. Snails at lower altitudes mostly have calcified shell lips. A snail species with teeth in the mouth of shell, with ribs on the shell surface, and larger relative height of the shell, live in areas with higher calcium content in the leaf litter. Deep sutures on the shell are more frequent in shells from sites with higher rainfall seasonality. Especially in areas with higher rainfall seasonality we can find less gastropods with periostracal structures on the shell, however, their occurrence increase in areas with canopy forests. In the populations of long-lived gastropods fewer species with teeth in shell, with a ribbed shell, and with periostracal structures on the surface of shell were found. In the populations of long-lived snails species of smaller relative height occur. On the other hand, tree and/or rock dwelling snails tend to have the large relative height, but higher abundance of flat-shelled snails were found among them. Tree snails also tend to have ribs on their shells; contrary, ground dwelling snails tend to have smooth shell.

Key words

Mollusca, Gastropoda, land snail, shell, shell shape, shell surface

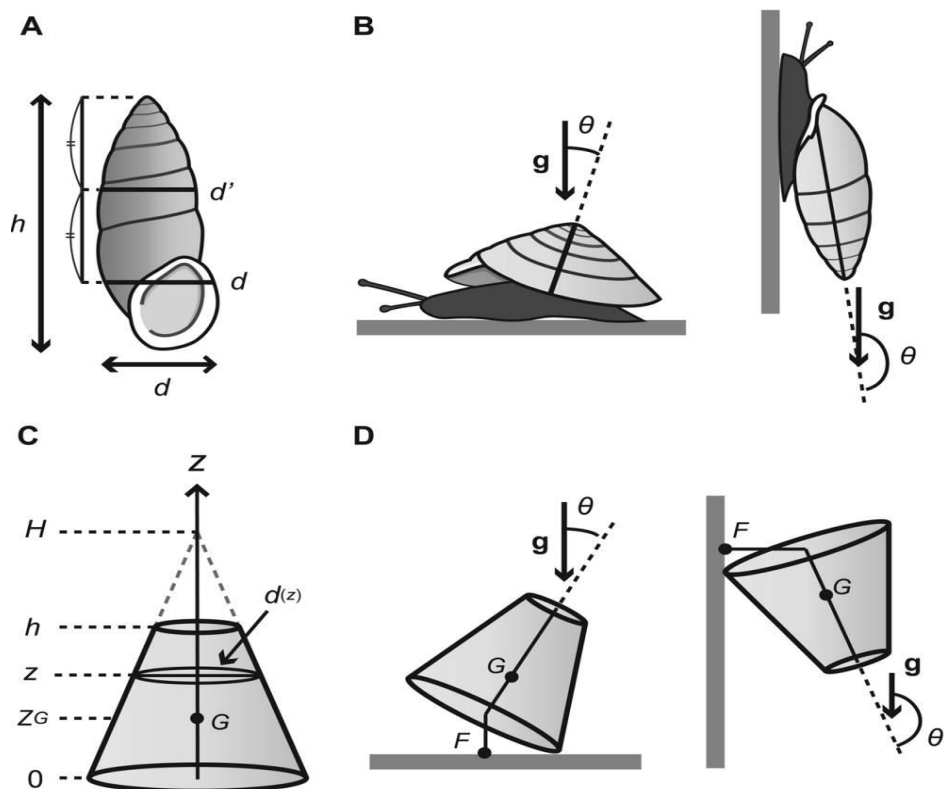
Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	7
2.1 Cíle:	11
3. Metodika	12
4. Výsledky	16
5. Diskuze	20
5.1 Vliv prostředí na morfologii schránek suchozemských plžů	20
5.2 Vliv způsobu života plžů na morfologii schránky	23
5.3 Vztahy morfologických charakteristik schránek	25
6. Závěr	28
7. Seznam literatury	29
8. Přílohy	34

2. Úvod

Suchozemští plži jsou vhodnými modelovými organismy ke zkoumání vlivu prostředí na morfologii. Mnoho suchozemských plžů je pevně svázáno po celý život se svou pevnou schránkou, tu lze jednoduše získat i po jejich smrti sběrem. Na takovéto schránce se dají velice dobře měřit různé morfologické znaky s vysokou přesností a mnohdy jen za použití lupy. Navíc se předpokládá, že alespoň některé morfologické znaky na ulitě jsou adaptivní. Vzhledem ke specifickým ekologickým nárokům suchozemských druhů plžů a jejich nízké mobilitě mají jejich populace tendenci odrážet různorodost prostředí, v němž žijí (např. Gould 1984a, Ložek 1988). To je jeden z důvodů proč jsou suchozemští měkkýši používáni k indikaci různých typů prostředí a změn, které se v prostředí dějí (Rundell a Cowie 2003, Kidwell 2013). Schránky suchozemských plžů jsou velice tvarově variabilní, mají různé povrchy i barevnosti. Mnohé studie ukazují, že tvar ulit suchozemských plžů a jejich povrchová struktura souvisí s prostředím, ve kterém žijí. Například tvarová variabilita může být způsobena mechanismem vyrovnávání ulity při pohybu. Vzhledem k velké hmotnosti schránky mohou mít rozdíly ve tvaru schránky významný vliv na množství energie vynaložené na vyvážení schránek během pohybu plže po různých površích a v různých rovinách (Cain 1978, Okajima a Chiba 2011).

Schránky mají několik přesně měřitelných charakteristik jako výšku, šířku a další rozměry použité v této práci (Obr. 1). Plži mají také obvykle ukončený růst, takže v momentě, kdy plž dospěje, již se tyto rozměry nemění. Během růstu se ulita mění tak, že přibývá závitů, vytvářejí se struktury jako zoubky v ústí nebo závorky. Dospělost se obvykle projeví vytvořením ztlustlého ústí či obústí. V dospělosti může obústí dále kalcifikovat, i když schránka již neroste.



Obr. 1: Osa působení gravitačního zrychlení na schránku plže vzhledem k jejímu tvaru a povrchu, po kterém se plž pohybuje (převzato z práce Okajima a Chiba 2012); A: h – výška; d – šířka; d' – šířka v polovině výšky schránky; Veličiny G ; g ; F ; H ; h ; Z_g ; Z ; 0 nejsou pro práci podstatné, a proto zde nejsou vysvětleny.

Determinace jednotlivých druhů bývá ve většině případů založena právě na znacích, které vidíme na schránkách plžů (např. Gittenberger a Neuteboom 1991, Duda a kol. 2011, Welter-Schultes 2000). Klasifikace získané morfologickými metodami v některých případech potvrdily i molekulární analýzy (Welter-Schultes 1992), jindy je naopak vyvrátily, v práci Cadahía a kol. 2014 například ukázaly, že rod *Capaea* je paraphyletický i když jednotlivé druhy této skupiny mají morfologicky velmi podobné schránky. Často ale molekulární analýzy jako právě Caladhía a kol. 2014, vyvolají nový zájem o morfologické charakteristiky zdánlivě uniformní skupiny a poukážejí na jiné morfologické znaky, které dříve nebyly pokládány za tak významné (Neubert 2014, Korábek a kol. 2015).

Ačkoliv se mnoho autorů věnuje morfologické variabilitě a jejím příčinám u mořských, případně sladkovodních plžů (Checa 2000, Jackson a kol. 2006, Serb a kol. 2011, Jokinen 2013), suchozemským plžům taková pozornost dosud věnována nebyla.

Přitom již Goodfriend (1986) ve svém review shrnul dosavadní poznatky o tomto problému, ve snaze vyvolat další diskusi, bohužel od té doby naše poznání o mnoho nepokročilo. V poslední době, se ovšem zájem o toto téma přece jen zvětšil a ukazuje se, jak zajímavé vztahy mezi životním prostředím plžů a jejich schránkou jsou. Na základní problém při zkoumání adaptivních morfologických znaků poukázal již Gould (1971). Jeden parametr ulity totiž nemusí být adaptivní sám o sobě, ale může být následkem jiné vývojové korelace funkce ulity, kdy jedna vlastnost ulity upravuje či podmiňuje jinou. S tímto problémem se při studiu suchozemských schránek setkáváme velice často, například u různě vysokých ulit ze stejné čeledi relativní výška ulity může, ale také nemusí mít adaptivní charakter. Ulita může mít větší relativní výšku právě jen díky větší velikosti plže, kdy se ulita zvětšuje přidáváním dalších závitů, tak jako je tomu u rodu *Cerion* (Gould 1984b), přesto se ukazuje, že relativní výška může mít v mnoha případech adaptivní význam. Statistické rozložení výšek ulity suchozemských plžů je v mnoha geografických regionech bimodální. Schránky mají tendenci být buď velmi protáhlé, nebo mírně zploštělé. Jen zřídka jsou ulity kulovité nebo jen mírně protáhlé (Cain 1977, Cain 1978, Okajima a Chiba 2009). Tvarová variabilita může být způsobena mechanismem vyrovnávání ulity při pohybu (Cain a Cowie 1978, Okajima a Chiba 2011). Druhy s podlouhlými schránkami, jsou většinou aktivní na podkladech s velkým úhlem sklonu, mnohdy kolem 90° (Okajima a Chiba 2013, Noshita a kol. 2012). Některé druhy můžeme najít jak ve variantě kulovité, tak zploštělé (Haase a kol. 2013). Zploštělé druhy mohou mít také často po svém obvodu kýl. Druhy, které mají kýl, najdeme v jiném prostředí často i bez kýlu (Teshima 2003). Ploché schránky, nebo schránky s kýlem mívají povětšinou jedinci žijící v sušších oblastech, případně v krasových nebo skalnatých a na pobřežích, kde tyto plži zalézají do úkrytů pod kameny či do prasklin ve skalách a kýl pravděpodobně slouží jako vyztužení ulity a tedy obrana proti rozdrčení (Cook a Pettitt 1979, Mylonas a kol. 1995, Haase 2013). Jako podobná výztuha ulity může sloužit i píštěl. Otevřenou píštěl často nacházíme u mláďat, v dospělosti se může píštěl v ulitě úplně uzavřít, nebo překrýt posledním závitěm ulity.

Různá šířka píštěle může mít adaptivní vysvětlení. Růstový vzor ulity vytváří trubkovitou centrální osu, která může sloužit ke zvýšení odolnosti schránky proti rozdrčení. Variace v šířce píštěle může také souviset s rovnováhou schránky při pohybu. Retraktorové svaly, které drží schránku nahoře, se obtáčejí kolem cívky ulity.

Pokud se zvyšuje šířka píštěle, bod, ve kterém je vyvíjena síla retraktorového svalu, je posunut od osy vinutí ulity viz Obr.1(Price 2003).

Dalším zajímavým parametrem ulity je chiralita. Většina plžů je pravotočivých (Kamimura 2011), ale u některých čeledí můžeme najít i plže levotočivé. Dokonce můžeme najít obě varianty u jednoho druhu (Kamimura 2011, Schilthuizen a Looijestijn 2009). Vliv prostředí na chiralitu ale zatím prokázán nebyl.

Ještě méně probádanou charakteristikou ulit jsou nejružnější povrchové struktury se zatím neznámou nebo nejasnou funkcí. Struktury mohou mít významnou roli v mechanické stabilitě, obraně proti predátorům (Ohbayashi 2007), v hospodaření s vodou (Gioakas 2008, Kemperman a Gittenberger 1988) či sexuálním výběru (Schilthuizen 2003). Samozřejmě je předpoklad, že na některé povrchové struktury mají velký vliv i klimatické podmínky, ve kterých plž žije (Pfenninger a kol. 2005). Do nedávna nebylo známo, jak vzniká jedna z nejzajímavějších periostrakálních struktur a to chloupky na povrchu ulity. Tuto neznámou popsal až nedávno Allgaier (2011). Kromě periostrakálních chlupů, které pravděpodobně slouží plžům ve vlhkých oblastech k lepší adhezi k rostlině, kterou konzumují (Pfenninger 2005), u žeber a jiných výrůstků zatím jejich funkci neznáme. Bylo již navrženo několik hypotéz, ale zatím jich nebylo mnoho otestováno a potvrzeno (Gioakas 2008, Shilthuizen 2003).

2.1 Cíle:

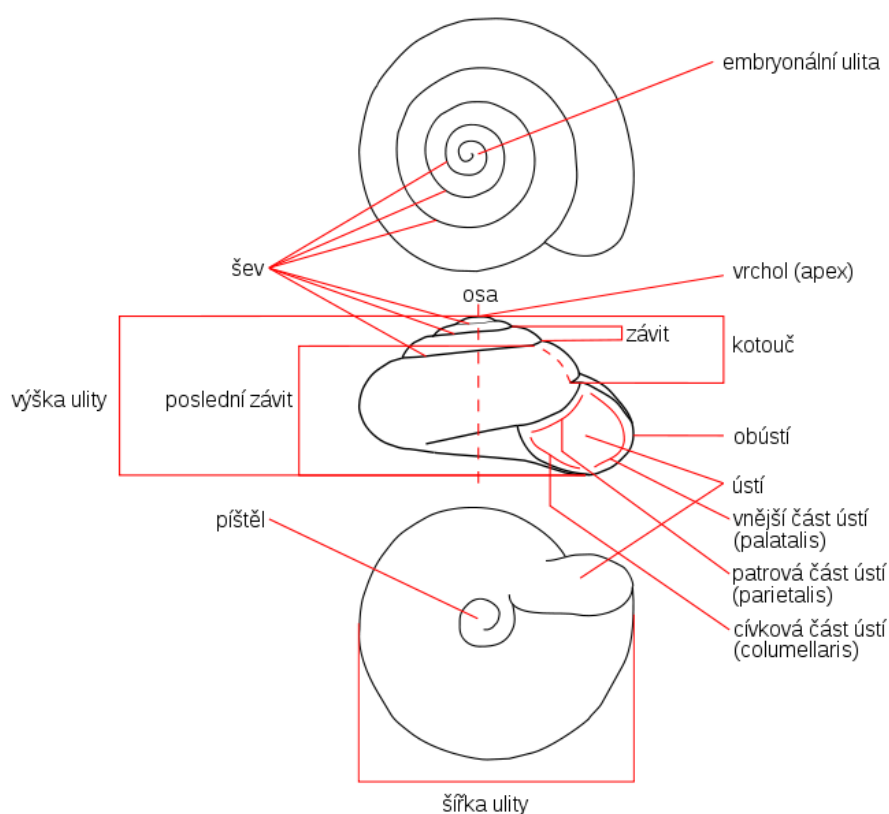
V této práci se zaměřuji na vzájemnou korelaci morfologických charakteristik schránek evropských suchozemských plžů. Konkrétněji budu zkoumat vztahy mezi morfologickými charakteristikami schránek suchozemských měkkýšů, jejich ekologickými nároky a parametry prostředí, v němž žijí. Z tohoto širokého okruhu jsem si vybrala několik hypotéz:

1. Ke změně tvaru a velikosti ulity dochází podél severojižního gradientu.
2. Nadmořská výška má vliv na morfologii schránek.
3. Povrchové struktury jsou nejvíce ovlivněny vlhkostí prostředí.
4. Tvorba zubů v ústí a zesílené obústí je ovlivněno množstvím vápníku v prostředí.
5. Investice do ochranných mechanismů, jako jsou zuby v ústí, se vyplatí jen dlouhověkým plžům.
6. Levotočivost souvisí s tvarem ulity.

3. Metodika

Data

Nejprve bylo třeba vytvořit tabulku evropských druhů a k nim postupně přiřazovat jednotlivé charakteristiky. Hlavním zdrojem byl atlas severoevropských a britských suchozemských plžů (Kerney a kol. 1983). Informace jsem doplňovala z atlasu evropských měkkýšů (Welter-Schultes 2012), který je sice novější a zahrnuje celou Evropu, údaje v něm jsou ale často nesprávné (L. Juříčková pers. com.) a z knihy Měkkýši České a Slovenské republiky (Horsák a kol. 2013), dále některé charakteristiky bylo třeba vypočítat či změřit (relativní výška, kuželovitost). Níže můžete vidět jednotlivé charakteristiky a jejich vysvětlivky Obr. 2 a Obr. 3.



Obr. 2: Základní morfologické struktury ulity (Podle Mañas 2006)

Obr. 3: přehled a vysvětlení použitých charakteristik a pojmů (Kerney a kol. 1983; Welter-Schultes 2012, Horsák a kol. 2013)

notace	jednotky	hodnoty	vysvětlivky
Ca	mg/kg	spojité	množství vápníku rozpustného ^s v hrabance odebrané v terénu
dendrofilni	presence-absence data	0-1	stromový způsob života plže (literární údaj)
dlouhověkost	presence-absence data	0-1	ozimí/ více než jednoletí plži (literární údaj)
epigeický	presence-absence data	0-1	plži žijící na povrchu půdy (literární údaj)
Fe	mg/kg	spojité	množství rozpustného ^s železa v hrabance odebrané v terénu
hloubka švu	semikvantitativní veličina	1-2-3-4	míra hloubky švu mezi závitů (literární údaj)
hustota sušiny kg/l	kg/l	spojité	hustota sušiny v odebrané hrabance odebrané v terénu
jemné struktury	presence-absence data	0-1	jakékoliv jemné struktury na povrchu schránky plže (literární údaj)
les	%	spojité	součet pokryvností stromového a keřového patra určeno v terénu
Na	mg/kg	spojité	množství rozpustného ^s sodíku v hrabance odebrané v terénu
Nadmořská výška	km	spojité	měřeno v terénu
pH	bezrozměrné	spojité	pH naměřené v hrabance
pigmentace	presence-absence data	0-1	přítomnost pigmentu v periostraku schránky (literární údaj)
píštěl	semikvantitativní veličina	1-2-3-4	šířka píštěle schránky plže (literární údaj)
počet závitů	1 závit	spojité	počet závitů ulity plže (literární údaj)
pokryvnost bylinné patro	%	spojité	odečteno v terénu
pokryvnost keřové patro	%	spojité	odečteno v terénu
pokryvnost stromové patro	%	spojité	odečteno v terénu
průměrná teplota	°C	spojité	průměrná roční teplota (BioClim) [#]

relativní výška	bezrozměrné	spojité	poměr průměrné výšky a průměrné šířky (literární údaj)
roční úhrn srážek	mm	spojité	souhrn všech srážek za rok (BioClim) [#]
S	mg/kg	spojité	množství rozpustné ^{\$} síry v hrabance odebrané v terénu
sezonalita srážek	mm	spojité	určuje míru kontinentality; čím větší sezonalita, tím více kontinentální klima (BioClim) [#]
skalní	presence-absence data	0-1	plži žijící na skalách (literární údaj)
šířka	mm	spojité	průměrná šířka schránky plže (literární údaj)
teplotní sezonalita	°C	Spojité	změny teplot během roku (BioClim) [#]
terrikolní	presence-absence data	Spojité	plži žijící v hrabance/půdě (literární údaj)
zeměpisná šířka	stupně	0-1	změřeno v terénu
žebra	presence-absence data	Spojité	přítomnost žebrování na ulitě plže (literární údaj)
kuželovitost	bezrozměrné	Spojité	poměr šířky schránky plže a šířky v polovině schránky plže (spočítáno z literárních údajů)
hrabanka	cm	spojité	Mocnost vrstvy opadu a jiného organického materiálu s částí vrchní vrstvy půdy (změřeno v terénu)

^{\$} roztok připraven loužením navazky vzorku ve 20% HCl a redením 20x

[#] <http://www.worldclim.org/bioclim>

Získaná data v tabulce dále bylo třeba upravit a transformovat některé veličiny, aby se dala spojit s daty ze severojižního transektu mezi Norským Nordkappem a okrajem Sahary v Maroku (Obr. 4), které posbírala moje školitelka, konzultant a jejich kolegové během předchozích výzkumů. Data jsem transformovala tak aby transformované hodnoty byly co nejsymetričtěji rozmístěné kolem své střední hodnoty a nevnikla bias do regresních analýz. Takto transformovaná data připojila Ing. Eva Šizlingová k databázi výskytu druhů a environmentálních parametrů ploch již zmíněného transektu a vyexportovala soubor, kde ke každé ploše na transektu byly přiřazeny průměrné hodnoty morfologických charakteristik měkkýšů přes celé

společenstvo. Abundance nebyly zohledněny, takže morfologie málo početného i abundantního druhu měly stejnou váhu. Tento export, tabulku dat, jsem dále analyzovala vícerozměrnou regresí (GLM).



Obr. 4 Mapka s označenými místy sběrů na severojižním transektu.

Následně bylo možné sebraná data podrobit statistickým analýzám. Protože některé veličiny, které podle testovaných hypotéz ovlivňují vysvětlovanou morfologii a také jednotlivé morfologické parametry spolu vzájemně korelují, musela jsem před každou analýzou redukovat seznam vysvětlujících proměnných (Bolker a kol. 2009). Protože je známo, že automatické redukce typu forward a backward selection nejsou spolehlivé (Mundry a Nunn 2009), řídila jsem se na doporučení konzultanta expertním úsudkem (Flom NESUG2009, v originále „expert knowledge“). To znamená, že když některé vysvětlující veličiny lineárně korelovaly (nelineární korelace podle konzultanta nevadí), ponechala jsem v analýze jen tu, jejíž vliv na testovanou proměnnou lze zdůvodnit úsudkem.

4. Výsledky

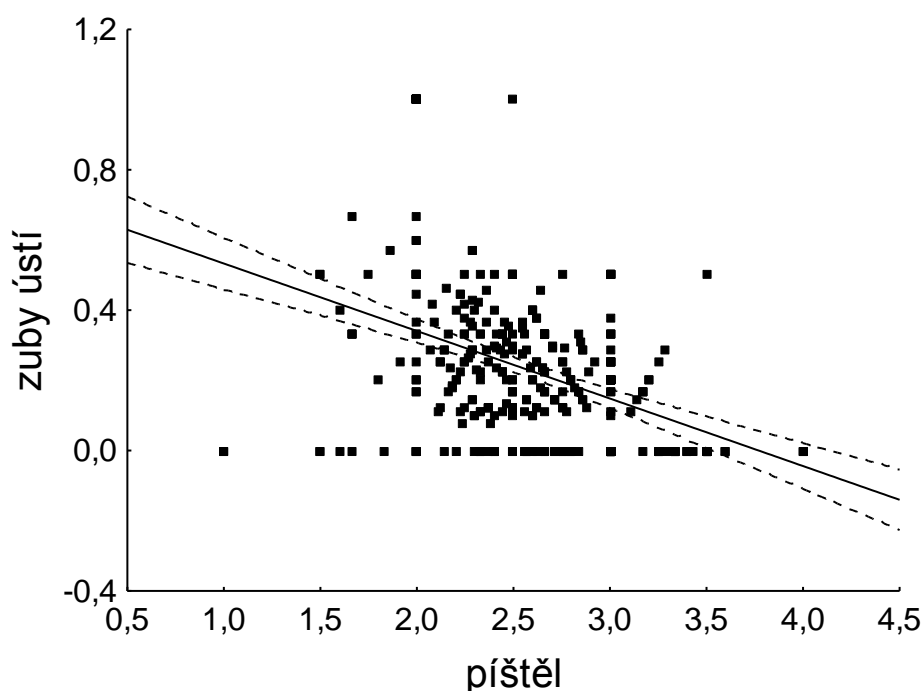
Testovala jsem 9 morfologických charakteristik ulit a jejich vzájemnou korelaci (relativní výška, šířka schránky, hloubka švu, jemné struktury, pigmentace, píštěl, počet závitů žebra a kuželovitost). S těmito morfologickými charakteristikami jsem dále testovala vztahy i 16 faktorů prostředí naměřených v terénu (viz Obr. 3) a 5 různých životních strategií plžů (dendrofilní, terrikolní, epigeický, skalní a dlouhověkost), abych ukázala, co ovlivňuje morfologickou variabilitu společenstev suchozemských plžů Evropy.

Statistické analýzy ukázaly, že z hlavních morfologických charakteristik se vzájemně nejvíce ovlivňují barevnost schránky a její šířka (Obr. 5 a Obr. P1). Přítomnost zubů v ústí schránky a šířka píštěle (Obr. P2 a Obr. 6).

Obr. 5: závislost zastoupení barevného vzoru ve společenstvu suchozemských měkkýšů na morfologii schránky a životním prostředí; šířka (transformovaný průměr) transformováno podle vzorce $=\log(x)$; les – součet pokryvností keřového a stromového patra; Nadmořská výška a pH obě transformované podle vzorce $=\log(x+1)$; Fe transformováno podle vzorce $=\log(x+100)^{0,9}$. Tabulka ukazuje signifikantní závislost barevného vzoru na zeměpisné šířce, šířce schránky, nadmořské výšce, pH a množství železa v půdě. Při analýze byl zapnutý filtr na zeměpisnou šířku severně od 40. rovnoběžky

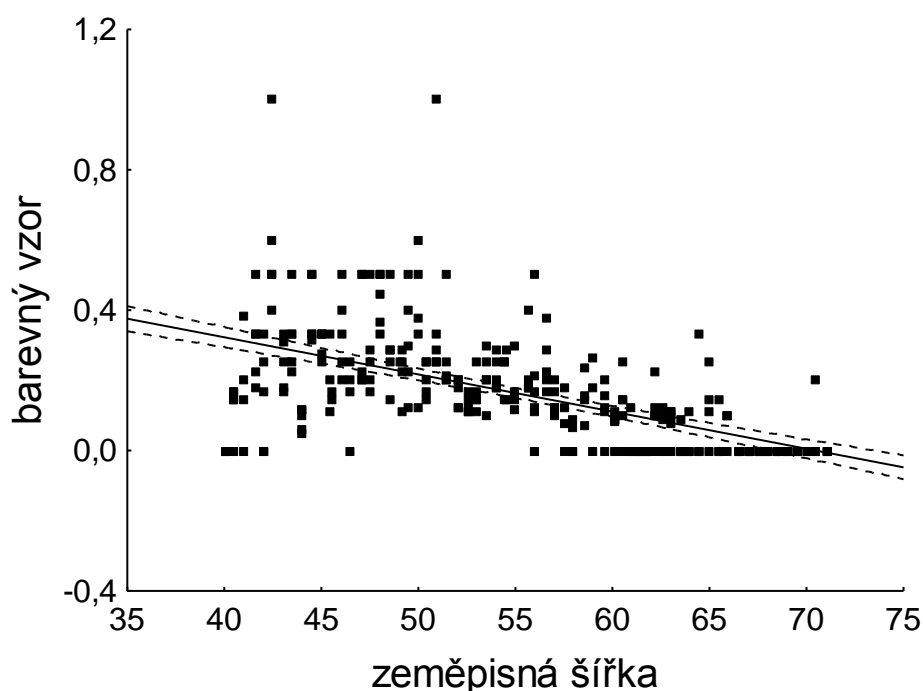
Barevný vzor	Estimate	Standard Error	Wald Stat.	p
intercept	0,594129	0,151912	15,2959	0,000092*
zeměpisná šířka	-0,007534	0,000866	75,6174	0,000000*
píštěl (průměr)	0,006088	0,016437	0,1372	0,711085
šířka (transformovaný průměr)	0,233393	0,021228	120,8754	0,000000*
les	-0,000153	0,000099	2,3791	0,122967
nadmořská výška (transformováno)	-0,006243	0,007380	0,7155	0,397623
pH (transformováno)	-0,198895	0,052353	14,4330	0,000145*
Fe (transformováno)	0,012445	0,009360	1,7678	0,183658
scale	0,103568	0,004473	536,0000	0,000000*

*signifikantní na hladině 0.01 po Bonferroniho korekci



Obr. 6: Souvislost poměrného zastoupení plžů s ozubenými schránkami ve společenstvu suchozemských měkkýšů a semikvantitativní velikosti píštěle. Body značí hodnoty pro jednotlivé čtverce 10x10 m², plná čára ukazuje průměrnou hodnotu poměrného zastoupení zubů v ústí schránky ve společenstvu (least square criterium) a čárkované čáry 95% konfidenční interval. GLM test, který odfiltroval vliv zeměpisné šířky, terrikolního a bezpreferenčního stylu života plže, vlhkosti, nadmořské výšky a P ukázal signifikantně nižší ($p < 10^{-4}$; $N=375$; $r=-0,4169$; viz tabulka Obr. P2) zastoupení měkkýšů se zuby v ústí ve společenstvech plžů mající široce otevřenou píštěl.

Relativní výška se také ovlivňuje se šířkou píštěle (Obr. P3; Obr. P4). Pokud z analýzy vyřadíme čeleď Clausilidae (tato čeleď je nejpočetnější a její zástupci mají velice podobnou morfologii, proto její vliv v některých analýzách odfiltrujeme) ovlivňují se relativní výška a počet závitů schránky (Obr. P5). Přítomnost hladké schránky se šířkou schránky (Obr. P6; Obr. P7). Hloubka švu se šířkou schránky (Obr. P8; Obr. P9). Vztah je i mezi chiralitou a píštělí (Obr. P10; Obr. P11), s relativní výškou (Obr. P10; Obr. P12) a to i v případě, kdy z analýzy odfiltrujeme vliv čeledi Clausilidae (Obr. P13). Na morfologii mají vliv především následující faktory prostředí. Na barevný vzor zeměpisná šířka (Obr. 5; Obr. 7).



Obr. 7: Závislost poměrného zastoupení barevného vzoru ve společenstvu suchozemských měkkýšů na zeměpisné šířce. Body značí hodnoty pro jednotlivé čtverce $10 \times 10 \text{ m}^2$, plná čára ukazuje průměrnou hodnotu poměrného zastoupení barevných měkkýšů ve společenstvu (least square criterium) a čárkované čáry 95% konfidenční interval. GLM test, který odfiltroval vliv píštěle, lesního prostředí, nadmořské výšky a Fe, ukázal signifikantně menší ($p < 10^{-7}$; $N = 375$; $r = 0,15663$; viz tabulka Obr. 5) zastoupení barevných měkkýšů v severně žijících společenstvech.

Pokud odfiltrujeme vliv čeledi Clausilidae zjistíme, že relativní výšku ovlivňuje také množství vápníku v hrabance (Obr. P5). Kalcifikace obústí je ovlivněna ročním úhrnem srážek (Obr. P14; Obr. P15) a nadmořskou výškou (Obr. P14). Zastoupení zubů v ústí schránky je ovlivněno množstvím vápníku v hrabance (Obr. P6; Obr. P16). Přítomnost žeber na povrchu schránek plžů je ovlivněna množstvím vápníku v hrabance (Obr. P17, Obr. P18). Přítomnost periostrakálních struktur je ovlivněna sezonalitou srážek (Obr. P19; Obr. P20), pokryvností stromového patra (Obr. P19; Obr. P21). Hloubku švu ovlivňuje sezonalita srážek (Obr. P8).

Zajímalo mě rovněž, zda morfologické charakteristiky nějak souvisejí se způsobem života plže a zjistila jsem, že plži žijící déle než jeden rok jsou převážně bez zubů viz tabulka Obr. P2, také nemívají na povrchu schránky žebrování viz. Obr. P17 a graf Obr. P23.; to potvrdila i analýza bez čeledi Clausilidae (Obr. P22). Dlouhověcí plži také nemívají periostrakální struktury (Obr. P31.). A při analýze bez čeledi Clausilidae, mají menší relativní výšku viz Obr. P5, Obr. P13. Na relativní výšku má vliv dendrofilní (Obr.

P3; Obr. P24), či skalní způsob života (Obr. P3; Obr. P25) a to i v případě odstranění vlivu čeledi Clausilidae, ovšem vliv je opačný (Obr. P5). Přítomnost žeber na povrchu schránky je také ovlivněna dendrofilním způsobem života (Obr. P17; Obr. P26) a to i v případě, odstranění vlivu čeledi Clausilidae. Dendrofilie také ovlivňuje přítomnost hladké schránky u plžů (Obr. P6; Obr. P27). Druhy terrikolní mají menší hloubku švu na ulitě (Obr. P8; Obr. P28)

5. Diskuze

Na základě literárních údajů jsem vytvořila databázi vybraných morfologických, ekologických i jiných charakteristik suchozemských plžů za účelem spojení s jedinečnou skupinou dat vytvořenou ze vzorků sebraných na severojižním gradientu Evropou. Na takto spojených datech jsem testovala, jaké je zastoupení jednotlivých charakteristik v reálných společenstvech právě z již zmiňovaného severojižního gradientu Evropy. V následujících kapitolách popisují výsledky analýz, které znázorňují vzájemné vztahy jednotlivých charakteristik.

5.1 Vliv prostředí na morfologii schránek suchozemských plžů

Předpokládala jsem, že některé struktury na ulitě, jejichž funkcí je mimo jiné snižování odparu (Gittenberger 1995; Giokas 2008; Sulikowska-Drozd a kol. 2014) (barva, zuby v ústí, periostrakální struktury, hloubka švu), budou jinak zastoupené ve společenstvech na severu a na jihu Evropy resp. v různých nadmořských výškách. To se skutečně alespoň v některých případech potvrdilo. Výsledky jasně ukazují, že barevný vzor na ulitě plže je ovlivněn zeměpisnou šířkou (Obr. 5; Obr. 7). V oblastech jižněji položených je více plžů s barevným vzorem na ulitě, než v oblastech severně položených. Pokud se bavíme o barevném vzoru na schránce, většinou se jedná o několik tmavých pruhů či skvrn na bílém nebo světlém podkladu, který má větší albedo, tedy vyšší odrazivost slunečního záření (Shmid-Nielsen a kol. 1971, Horikoshi a Kagami 1991). Jaký vzor na ulitě je, jsem ale podrobněji netestovala. Barevný vzor by tak mohl mít souvislost s teplotou a s mírou insolace, které je v daných oblastech plž vystaven. V severních oblastech je chladněji a tak je výhodné být jednobarevně tmavý, aby ulita přijala co nejvíce tepla. Naopak v jižnějších oblastech, které jsou často i sušší, je teplota i insolace vyšší a tak míra osvitů mnohem více přispívá k ohřívání plže, proto je vhodné mít ulitu světlejší resp. barevnější. Barevný vzor také může být antipredačním mechanismem v otevřenější krajině, která byla na vzorkovaném gradientu častější na jihu. Pruhy na schránce mohou rozrušovat obrys plže například u suchomilek podobně jako třeba u zeber nebo tygrů (How a Zanker 2014), což je třeba ve stepních či pouštních oblastech, kde plži unikají před rozpáleným povrchem vylézáním na rostliny

(Cowie 1985; Di Lellis a kol. 2012) a jsou tedy značně exponováni predátorům, dosti zásadní.

Menší zastoupení měkkýšů s kalcifikovaným obústím bylo zjištěno ve společenstvech žijících ve vyšších nadmořských výškách (Obr. P14). Ve vyšších polohách je nižší teplota a vyšší vlhkost než v nižších polohách, takže plžům žijícím ve výše položených oblastech nehrozí tolik vysychání a tedy nemusí investovat do energeticky náročných struktur jako kalcifikované obústí, které může snižovat odpar.

Naopak další struktury, u kterých se předpokládá funkce snižování odparu, nekorelovaly se zeměpisnou šířkou ani s nadmořskou výškou, ale zejména s množstvím vápníku v hrabance.

Suchozemští plži obecně potřebují vápník ke své existenci (Wärebörn 1979). Ovšem plži, jenž mají na své schránce různé další struktury, které jsou tvořeny uhličitánem vápenatým (Giokas 2008) potřebují vápníku více. Pravděpodobně proto plže se zuby v ústí ulity nacházíme ve společenstvech žijících v oblastech s vyšším obsahem vápníku v hrabance (Obr. P6; Obr. P16), což je hlavní zdroj jejich potravy (Speiser a kol. 2001). Tam, kde žijí plži v prostředí s nedostatkem vápníku, by byly struktury jako zuby plýtváním, protože jsou především antipredačním mechanismem. V oblastech chudých na vápník jsou tedy více ohroženi nedostatkem vápníku, než predátory (Gittenberger 1995; Solem 1972).

Stejný vztah platí i pro žebrovaní na povrchu schránky plže (Kemperman a Gittenberger 1988). Proto nacházíme více plžů s žebrovanou schránkou ve společenstvech žijících v oblastech s vyšším obsahem vápníku v hrabance (Obr. P17, Obr. P18). Ovšem většina sbíraných plžů na vápencích je z lokalit v jižní Evropě a žebra jsou také pokládána za strukturu snižující odpar, respektive udržující vlhkost (Kemperman a Gittenberger 1988, Giokas 2008), takže jejich přítomnost nemusí být ovlivněna pouze množstvím vápníku, ale také, jak jsme předpokládali, potřebou regulace odparu.

Množství vápníku v půdě má pravděpodobně vliv i na samotný tvar schránky. Po odfiltrování vlivu čeledi závořnatkovitých se ukázalo, že je vyšší zastoupení měkkýšů s větší relativní výškou ve společenstvech plžů žijících v prostředí s vyšším obsahem

vápníku (Obr. P5). Vliv čeledi závornatkovitých byl odfiltrován, protože se jedná o jednu z nejpočetnějších čeledí, jejíž zástupci jsou tvarově velmi uniformní a jsou všichni vysocí. Vysoké ulity potřebují být velice pevné, aby se nezlomily, a tak je na jejich tvorbu potřeba více vápníku. Vyšší ulity také často mívají více závitů (Gould 1971; Gould 1984b) a i na jejich tvorbu je potřeba vápník.

Některé zkoumané struktury jsou ovlivněny zase spíše podnebím, tedy tím, jestli plži žijí v oceánickém nebo kontinentálním klimatu.

Vyšší zastoupení měkkýšů s hlubokými švy na ulitě ve společenstvech plžů v oblastech s vyšší sezonalitou srážek (Obr. P8), tedy v kontinentálním klimatu, kde se výrazně střídají teploty i množství srážek během léta a zimy, můžeme přičítat tomu, že v rozkolísaném kontinentálním klimatu je výhodnější být jen jednoletý. Hluboké švy mají většinou krátkověcí plži, kteří se nezahrabávají a jsou tedy díky hlubokým švům, které zvětšují povrch schránky, schopni využít maximum vlhkosti, které nabízejí měsíce s více srážkami.

Právě nižší zastoupení měkkýšů s periostrakálními strukturami na ulitě v oblastech s vyšší sezonalitou srážek (Obr. P19; Obr. P20), tedy v prostředí s kontinentálním chodem podnebí poukazuje na to, že náročné periostrakální struktury, kterými jsou především periostrakální chloupky, jsou výhodné ve stabilně vlhkém klimatu. V místech s větší sezonalitou srážek je větší sucho nebo se déšť omezuje především na několik měsíců v roce. Periostrakální chloupky ovšem zvýhodňují plže ve vlhkém prostředí, kde napomáhají přilnutí plže k rostlině a snižují tak riziko pádu plže z rostliny (Pfenninger a kol. 2005). Takto by jejich výhodu mohl plž využívat jen několik málo měsíců v roce, proto je výhodnější tyto struktury tvořit spíše pro plže ve stabilním klimatu, co se srážek týče. Navíc je pravděpodobné, že by se tyto křehké struktury během suchých period stejně olámaly, takže není výhodné do nich investovat.

S tím do jisté míry souvisí i vyšší zastoupení měkkýšů s periostrakálními strukturami na ulitě v oblastech s větší pokryvností stromového patra (Obr. P19; Obr. P21). Přilnutí periostrakálních chloupků k rostlině dosahují plži díky adhezi, kterou zprostředkovává voda (Pfenninger a kol. 2005). Pokud je husté stromové patro, drží se v prostředí vlhkost a tak jsou v něm ideální podmínky pro tyto plže s periostrakálními

strukturami. Ovšem k jakému účelu plžům slouží jiné periostrakální struktury, než chloupky, ještě není zcela jasné a bude to chtít podrobit dalšímu zkoumání.

5.2 Vliv způsobu života plžů na morfologii schránky

Předpokládala jsem, že některé struktury na ulitě (zuby v ústí, periostrakální struktury, hloubka švu, relativní výška) a tvar schránky mají souvislost se způsobem života plže (Giokas 2008; Welter-Schultes 2000) a zastoupení těchto morfologických struktur, jejichž vytvoření je energeticky náročné bude jiné u dlouhověkových plžů, než u těch jednoletých. Také se potvrdilo, že některé tvary schránky nebo struktury na schránce jsou jinak zastoupeny u dendrofilních, terikolních či skalních plžů (Mylonas a kol. 1995; Haase 2013).

Výsledky poukazují na nižší zastoupení měkkýšů se zuby v ústí ve společenstvech dlouhověkových plžů (Obr. P2). To se zdá být logické, protože většina dlouhověkových plžů je velkých (Welter-schultes 212) a pro velké plže s velkým ústím nemá smysl vytvářet v ústí schránky zuby. Malými zuby by se stejně predátor protáhl a moc velké zuby by pravděpodobně bránily plžovi v pohybu i ve vylézání z ulity. Jelikož, jak už jsem zmínila, jsou dlouhověcí plži velcí, musejí se tedy zahrabávat, aby přečkali nepříznivé periody v roce (Benbellil-Tafoughalt 2011). K zahrabávání potřebují natlakovat nohu hemolymfou a to by byl přes zuby veliký problém.

Plži žijící více let nemívají také na povrchu své schránky žebrování (Obr. P17; Obr. P23), většina dlouhověkových plžů se při nepřízni podmínek (zimní období, období sucha) zahrabává, a tak pro ně žebrování může být spíše překážkou. Různé výrůstky na ulitě mohou klást při prolézání substrátem odpor a tak nejsou pro zahrabávání kvůli překání nepříznivého období vhodné.

Stejně tak periostrakální struktury, především chlupy, nacházíme spíše u krátce žijících plžů (Obr. P31.), je to pravděpodobně dáno tím, že periostrakální struktury delší dobu na povrchu schránky stejně nevydrží a tak by mnohým starším jedincům stejně nepřinášely výhodu (Allgaier 2011). Také nemusejí být, stejně jako žebrování, výhodné při zahrabávání dlouhověkových plžů. Pokud se vyskytují u dlouhověkových druhů, pak většinou v mládí opadají (Gittenberger a Neuteboom 1991, Duda a kol. 2011) a poskytují tedy ochranu pouze juvenilním stádiím, která jsou nejzranitelnější.

Pokud jsem se na dlouhověkost podívala z hlediska tvaru ulity, dlouhověcí plži mívají menší relativní výšku, ovšem to se projevilo, jen pokud jsem ze statistické analýzy vyřadila čeleď Clausilidae (Obr. P5; Obr. P13). V této čeledi jsou obecně dosti dlouhověké druhy a zároveň velice vysoké (Nordsieck 2007). Ovšem ostatní protáhlí plži, tedy ti s větší relativní výškou, jako například jantarky, jsou ozimí. S dlouhou ulitou se příliš dobře nezahrabává do substrátu, kde plži přečkávají nepříznivé podmínky (většinou zimu). Pokud v půdě najdeme dlouhé plže, například čeleď Aciculidae, tak to nejsou plži, kteří by aktivně ryli v půdě, ale žijí v ní po celý život a jehlovitý tvar usnadňuje protahování se už existujícími skulinami v půdě (Kerney a kol. 1983; Welter-Schultes 2012).

Pokud zůstaneme u tvaru ulity a podíváme se na různé životní strategie plže, ukáže se, že dendrofilně většinou žijí plži s větší relativní výškou schránky (Obr. P3; Obr. P24). Pro dendrofilně žijícího plže, šplhajícího nejčastěji po kmenech stromů, je výhodný právě protáhlý tvar ulity, který se při pohybu na vertikálních površích dobře vyvažuje a nepřekáží plžovi při lezení. Kulovitá ulita by se při lezení na strom převažovala resp. páčila ulitu od vertikálního povrchu a pro plže by pohyb s takovou schránkou byl energeticky nákladný (Cook a Jaffar 1984; Okajima a Chiba 2012). Proto i na skalách žijí plži hlavně protáhlého tvaru (P3; Obr. P25), ale na skalách můžeme najít i početné zastoupení ulit zploštělých na obvodu schránky mnohdy s kýlem (Obr. P5), (Mylonas a kol. 1995, Haase 2013). To dokazuje i statistická analýza, kdy v případě zahrnutí čeledi závornatkovitých byli skalní plži především protáhlí, tedy ti s velkou relativní výškou. Pokud jsme v analýze vliv čeledi závornatkovitých odfiltrovali, tak se ukázalo, že na skalách žijí především plži zploštělí. To odpovídá i skutečnosti, kdy na skalách nacházíme buď závornatky (Giokase 2008, vlastní pozorování), nebo skalnice (Goodfriend 1986, vlastní pozorování). Zatímco protáhlá ulita se na vertikálním povrchu dobře vyvažuje, plži se zploštělou ulitou se dobře ukrývají do puklin ve skále (Mylonas a kol. 1995, Haase 2013).

Pokud plž žije na vertikálním povrchu, je velice nápadný pro oko predátora; pravděpodobně proto statistické analýzy ukázaly vyšší zastoupení měkkýšů s žebry na ulitě ve společenstvech plžů žijícími dendrofilně (Obr. P17; Obr. P26) a to i v případě, že jsme odfiltrovali vliv čeledi Clausilidae, která obsahuje mnoho protáhlých a dendrofilních zástupců. Žebrování může tedy fungovat jako maskování. Žebrovaná ulita nápadně připomíná popraskanou nebo jinak členitou kůru stromů, na kterou tito plži vylézají. Taková schránka v pokročilejším věku plže také často koroduje, tedy odlupuje

se periostrakum (Nordsieck 2007) a to jí přidává na vzhledu podobnému staré kůře stromů. U druhů, které tráví většinu života exponované na kůře stromů, kde jsou snadno dostupní pro predátory, je velice důležité být nenápadný (Welter-Schultes 2000; Kerney a kol. 1983; Welter-Schultes 2012).

Výsledky také ukazují nižší zastoupení měkkýšů s hladkou schránkou žijících dendrofilně (Obr. P6; Obr. P27). Ovšem to je především dáno tím, že většina dendrofilních druhů je žebrovaná, jak je popsáno výše, a tak nemůže mít schránku hladkou.

Naopak pro terrikolně žijící plže jsou nejrůznější výrůstky spíše překážkou. I proto výsledky ukázaly nižší zastoupení měkkýšů s hlubokými švy na ulitě ve společenstvech plžů žijícími terrikolně (Obr. P8; Obr. P28). Plžům s hlubokými švy by se v zemi špatně lezlo v substrátu, hluboké švy by působily jako kotva.

5.3 Vztahy morfologických charakteristik schránek

Dalším předpokladem bylo, že některé z morfologických charakteristik ovlivňují jiné. Proto jejich vznik, nebo naopak nepřítomnost, nemusí být podmíněny jen vnějšími podmínkami, ale i fyzikálními nebo jinými vlastnostmi schránky. Tak tomu například je u nižšího zastoupení měkkýšů se zuby v ústí ve společenstvech plžů mající široce otevřenou píštěl (Obr. P2 a Obr. 6). Plži mající široce otevřenou píštěl bývají velcí (Kerney a kol. 1983; Welter-Schultes 2012, Horsák a kol 2013) a mají tedy i velké ústí, takže zde platí podobné pravidlo jako u plžů dlouhověkových. Pro plže s velkým ústím je zbytečné investovat do struktur, jako jsou zuby v ústí.

Nižší zastoupení měkkýšů s větší relativní výškou a s široce otevřenou píštělí (Obr. P3; Obr. P4), má pravděpodobně jednoduché vysvětlení, založené na fyzice. Plž, který je protáhlý a tedy proti své výšce úzký, by měl ve schránce velmi málo životního prostoru, kdyby měl i široce otevřenou píštěl (Noshita a kol. 2012). Podobné je to i u počtu závitů schránky. Pokud z analýzy vyřadíme čeled' Clausiliidae, ovlivňují se

relativní výška a počet závitů schránky (Obr. P5). U rodu *Cerion* se právě navyšuje výška přidáváním dalších závitů, což může znamenat, že u těchto druhů délka ulity není adaptivní, jen je odpovědí na větší tělo plže (Gould 1984b).

Některé charakteristiky vznikly vlivem prostředí, ale projeví se jen při určitých rozměrech schránky nebo jen pokud se vyskytuje jiná morfologická struktura na schránce. Barevný vzor na schránce mají především plži s širší schránkou (Obr. P3; Obr. P4). Plži s širší schránkou a menší relativní výškou, jsou náchylnější k ohřívání schránky a větší plocha ulity zvětšuje i odpar.

Podobně i vyšší zastoupení měkkýšů s hladkou schránkou ve společenstvech plžů s větší průměrnou šířkou schránky (Obr. P6; Obr. P7) je pravděpodobně proto, že zploštělé ulity mívají plži, kteří prolézají substrátem a různými skulinami. Pro prolézání substrátem je výhodnější mít schránku hladkou, různé struktury na ní by se buďto olámaly, nebo by plžovi při prolézání překážely. Tyto výsledky ovlivňuje i početná čeleď Zonitidae, kde najdeme mnoho zástupců s velkou šířkou schránky, proto je nutné tuto hypotézu ještě dále testovat.

S tím souvisí i nižší zastoupení měkkýšů s hlubokými švy na ulitě ve společenstvech s větší průměrnou šířkou schránky (Obr. P8; Obr. P9). To je způsobeno tím, že takovou ulitu, aby měla jak velkou šířku tak i hluboké švy, je složité zkonstruovat. I kdyby tu taková možnost byla, pravděpodobně by to bylo nevýhodné z důvodu hospodaření s vodou. Ulity plže se širokou schránkou, která má už tak dost velký povrch, jímž se může odpařovat voda, by se zařízlými závitů ještě zvětšil.

Velice zajímavou charakteristikou je chiralita, ukázalo se totiž, že je vyšší zastoupení levotočivých ulit ve společenstvech s větší relativní výškou schránky (Obr. P10; Obr. P12). Ovšem důvody proč tomu tak je, nejsou zatím jasné. Levotočiví plži mají také úzkou píštěl (Obr. P10; Obr. P11), ale protože levotočivé schránky jsou ty podlouhlé, tedy s velkou relativní výškou, je logické, že pro takového plže je nevýhodné mít širokou píštěl, tak jak bylo popsáno výše.

Testovala jsem i další morfologické charakteristiky (kuželovitost, jemné struktury na schránce) a charakteristiky prostředí (pH hrabanky, koncentrace železa, vápníku a dalších prvků v hrabance) a zjistila jsem zajímavé závislosti. Velice zajímavou závislostí byla přítomnost periostrakálních chloupků u plžů žijících v oblastech s hrabankou,

ve které byly vyšší koncentrace fosforu (Obr. P19). Fosfor může mít vliv na tvorbu periostraka, je totiž potřeba na fosforylaci proteinů, které v periostraku obklopují kalcitová vlákna, což bylo zatím prokázáno jen u mlžů (Crusack 2008). Bylo by proto dobré se věnovat právě problematice složení periostraka u suchozemských plžů. Dalším takovýmto zajímavým vztahem je závislost barevného vzoru na pH (Obr. 5), nebo vliv množství železa v hrabance na kalcifikaci obústí schránky plže (Obr. P2). Abychom mohli tyto a další vztahy z výsledků této diplomové práce objasnit bude zapotřebí více badání v těchto směrech a pochopení vzniku některých morfologických struktur i znalost jejich složení.

Naopak některé morfologické charakteristiky jako například kuželovitost, tak jak jí navrhli Okajima a Chiba 2009 se ukázaly jako nevhodné k morfologickému popisu tvaru schránky a tedy i k další analýze. Kuželovitost v originále cylindricity definovaná Okajimou a Chibou je poměr šířky v polovině schránky plže a šířky schránky. Podle měření na schránkách plžů jsem došla k závěru, že tato veličina je naprosto nevhodná k popisu míry kuželovitosti schránky, protože mnohé ulity s kuželovitým tvarem měli stejnou hodnotu kuželovitosti jako schránky válcovitého tvaru.

Souhrn - odpovědi na testované hypotézy

1. Podél severojižního gradientu dochází ke změnám barevného vzoru na schránkách plžů.
2. Nadmořská výška má vliv na kalcifikaci ústí schránky.
3. Některé povrchové struktury, jako periostrakální struktury na povrchu schránky, se zdají být ovlivněny vlhkostí, na jiné, například na žebrování povrchu schránky vlhkost mít vliv nemusí.
4. Tvorba zubů v ústí a zesíleného obústí je pravděpodobně opravdu ovlivněna množstvím vápníku v prostředí.
5. Investice do ochranných mechanismů, jako jsou zuby v ústí, se vyplatí spíše krátkověkým plžům, kteří se nemusejí zahrabávat a mají dostatek vápníku.
6. Levotočivost souvisí s tvarem ulity a to konkrétně s vyšší relativní výškou schránky.

6. Závěr

Na unikátním souboru dat složeném z parametrů schránek, prostředí a životního stylu evropských suchozemských plžů doplněném o data ze sběrů na severojižním gradientu Evropy jsem zkoumala vztahy mezi morfologickými znaky schránky a charakteristikami prostředí, tak i vztah těchto morfologických charakteristik s životním stylem plže. V neposlední řadě jsem věnovala pozornost i vzájemným vztahům morfologických charakteristik schránek.

Ukázala jsem, že prostředí má opravdu vliv na morfologii schránky. Zeměpisná šířka ovlivňuje přítomnost barevného vzoru na povrchu schránky plže a to tak, že na jihu najdeme více plžů s barevným vzorem než na severu. Kalcifikace obústí je ovlivněna ročním úhrnem srážek a periostrakální struktury na povrchu schránek najdeme spíše u plžů s nižší sezonalitou srážek, ale s vyšší pokryvností stromového patra.

Morfologické charakteristiky schránky ovlivňuje také způsob života plže. V této práci ukazují, že plži žijící déle než jeden rok jsou převážně bez zubů v ústí schránky. Také nemívají na povrchu schránky složité vyčnívající struktury jako žebrování nebo periostrakální struktury. Větší relativní výšku mají plži žijící dendrofilně, nebo ti žijící na skalách, ovšem skalními plži jsou i ti se zploštělou schránkou. Přítomnost žeber na povrchu schránky je také ovlivněna dendrofilním způsobem života a tak tito plži nemívají hladké schránky.

Z hlavních morfologických charakteristik se vzájemně nejvíce ovlivňují barevný vzor na schránce a její šířka. Širší schránky tedy nalezneme častěji se vzorem než ty užší. Širší schránky nalézáme spíše hladké než strukturované a s menší hloubkou švu. Levotočivé ulity najdeme u plžů s vysokou relativní.

Výsledky této studie mohou pomoci při rekonstrukci prostředí z dob minulých (minimálně v rozmezí mladšího pleistocénu a holocénu) a při obecných úvahách o vztahu prostředí a morfologii živočichů.

7. Seznam literatury

- Allgaier, C. 2011. "A Hairy Business-Periostracal Hair Formation in Two Species of Helicoid Snails (Gastropoda, Stylommatophora, Helicoidea)." *Journal of Morphology* no. 272 (9):1131-1143. doi: 10.1002/jmor.10969.
- Benbellil-Tafoughalt, S., M. Sahnoune, A. de Vaufleury, and A. Moali. 2011. "Influence of sampling date on reproduction in the land snail *Helix aperta* kept under controlled conditions of temperature and photoperiod." *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* no. 66 (1):43-54.
- Bolker, Benjamin M., Mollie E. Brooks, Connie J. Clark, Shane W. Geange, John R. Poulsen, M. Henry H. Stevens, and Jada-Simone S. White. 2009. "Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution." *Trends in Ecology & Evolution* no. 24 (3):127-135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Cain, A. J. 1977. "Variation in spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* no. 277 (956):377-428. doi: 10.1098/rstb.1977.0026.
- Cain, A. J. 1978. "Variation of terrestrial gastropods in Philippines in relation to shell shape and size." *Journal of Conchology* no. 29 (APR):239-245.
- Cadahía, L., Harl, J., Duda, M., Sattmann, H., Kruckenhauser, L., Feher, Z., Zopp, L. and Haring, E. 2014. New data on the phylogeny of Ariantinae (Pulmonata, Helicidae) and the systematic position of *Cylindrus obtusus* based on nuclear and mitochondrial DNA marker sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52, 163-169.
- Checa, A. 2000. "A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca)." *Tissue & Cell* no. 32 (5):405-416. doi: 10.1054/tice.2000.0129.
- Cook, L. M., and W. N. Jaffar. 1984. "Spire index and preferred surface orientation in some land snails." *Biological Journal of the Linnean Society* no. 21 (3):307-313. doi: 10.1111/j.1095-8312.1984.tb00368.x.
- Cook, L. M., and C. W. A. Pettitt. 1979. "Shell form in *Discula-polymorpha*." *Journal of Molluscan Studies* no. 45 (APR):45-51.
- Cowie, R. H. 1985. "Microhabitat choice and high-temperature tolerance in the land snail *Theba-pisana* (Mollusca, Gastropoda)." *Journal of Zoology* no. 207 (OCT):201-211.
- Cusack, M., Y. Dauphin, J. P. Cuif, M. Salome, A. Freer, and H. Yin. 2008. "Micro-XANES mapping of sulphur and its association with magnesium and phosphorus in the shell of the brachiopod, *Terebratulina retusa*." *Chemical Geology* no. 253 (3-4):172-179. doi: 10.1016/j.chemgeo.2008.05.007.
- Di Lellis, M. A., M. Seifan, S. Troschinski, C. Mazzia, Y. Capowiez, R. Triebkorn, and H. R. Kohler. 2012. "Solar radiation stress in climbing snails: behavioural and intrinsic features define the Hsp70 level in natural populations of *Xeropicta derbentina* (Pulmonata)." *Cell Stress & Chaperones* no. 17 (6):717-727. doi: 10.1007/s12192-012-

- Duda, M., H. Sattmann, E. Haring, D. Bartel, H. Winkler, J. Harl, and L. Kruckenhauser. 2011. " Genetic differentiation and shell morphology of *Trochulus oreinos* (wagner, 1915) and *T. hispidus* (linnaeus, 1758) (Pulmonata:Hhygromiidae) in the northeastern alps." *Journal of Molluscan Studies* no. 77:30-40. doi: 10.1093/mollus/eyq037.
- Flom L.Peter, Cassell L. David. 2009. "Stopping stepwise: Why stepwise and similar selection methods are bad, and what you should use"
- Giokas, S. 2008. "Shell surface adaptations in relation to water management in rock-dwelling land snails, *Albinaria* (Pulmonata : Clausiliidae)." *Journal of Natural History* no. 42 (5-8):451-465. doi: 10.1080/00222930701835407.
- Gittenberger, E. 1991. " Altitudinal variation and adaptive zones in *Arianta-arbustorum* - a new look at a widespread species." *Journal of Molluscan Studies* no. 57:99-109. doi: 10.1093/mollus/57.1.99.
- Gittenberger, E., and G. D. E. Povel. 1995. " Shell growth and decollation in terrestrial gastropods." *Nautilus* no. 109 (1):38-40.
- Goodfriend, G. A. 1986. " Variation in land-snail shell form and size and its causes - a review." *Systematic Zoology* no. 35 (2):204-223. doi: 10.2307/2413431.
- Gould, S. J. 1971. " Geometric similarity in allometric growth - contribution to problem of scaling in evolution of size." *American Naturalist* no. 105 (942):113-&. doi: 10.1086/282710.
- Gould, S. J. 1984a. " ovariance sets and ordered geographic-variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curacao - a way of studying nonadaptation." *Systematic Zoology* no. 33 (2):217-237. doi: 10.2307/2413022.
- Gould, S. J. 1984b. "Morphological channeling by structural constraint - convergence in styles of dwarfing and gigantism in *Cerion*, with a description of 2 new fossil species and a report on the discovery of the largest *Cerion*." *Paleobiology* no. 10 (2):172-194.
- Gould, S. J., D. S. Woodruff, and J. P. Martin. 1974. " Natural-history of *Cerion* .3. genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet - new systematic approach to this enigmatic land snail." *Systematic Zoology* no. 23 (4):518-535. doi: 10.2307/2412470.
- Haase, Martin, Carola Greve, Rainer Hutterer, and Bernhard Misof. 2014. "Amplified fragment length polymorphisms, the evolution of the land snail genus *Theba* (Stylommatophora: Helicidae), and an objective approach for relating fossils to internal nodes of a phylogenetic tree using geometric morphometrics." *Zoological Journal of the Linnean Society* no. 171 (1):92-107. doi: 10.1111/zoj.12123.
- Horikoshi, T., and K. Kagami. 1991. " Influence of insolation and topography on the landscape of settlement in the Nyu ravine, Nara." *Energy and Buildings* no. 15 (3-4):385-389.
- Horsák Michal, Juříčková Lucie, Picka Jaroslav 2013. "Měkkýši České a Slovenské republiky: Molluscs of the Czech and Slovak Republics. " 1st ed. Zlín: Kabourek, , 264 s. ISBN 978-80-86447-15-5

- How, M. J., and J. M. Zanker. 2014. "Motion camouflage induced by zebra stripes." *Zoology* no. 117 (3):163-170. doi: 10.1016/j.zool.2013.10.004.
- Jackson, D. J., C. McDougall, K. Green, F. Simpson, G. Worheide, and B. M. Degnan. 2006. "A rapidly evolving secretome builds and patterns a sea shell." *Bmc Biology* no. 4:10. doi: 10.1186/1741-7007-4-40.
- Jokinen, E. H. 1984. "Periostracal Morphology of viviparid snail shells." *Transactions of the American Microscopical Society* no. 103 (3):312-316. doi: 10.2307/3226192.
- Kamimura, Y. 2011. "Population stochasticity, random determination of handedness, and the genetic basis of antisymmetry." *Journal of Theoretical Biology* no. 290:73-80. doi: 10.1016/j.jtbi.2011.08.021.
- Kemperman TCM, Gittenberger E. 1988. "On morphology, function and taxonomic importance of the shell ribs in Clausiliidae (Mollusca: Gastropoda Pulmonata), with special reference to those in Albinaria." *Basteria* no. 52:77–100.
- Kerney M.P Cameron R.A.D., Junghblut J.H., a Illustriert von Gordon RILEY. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas: ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. Hamburg: B. Parey, 1983. ISBN 9783490179180.
- Kidwell, Susan M. 2013. "Time-averaging and fidelity of modern death assemblages: building a taphonomic foundation for conservation palaeobiology." *Palaeontology* no. 56 (3):487-522. doi: 10.1111/pala.12042.
- Korábek O., Petrusek A., Neubert E., Juříčková L. 2015. Molecular phylogeny of the genus *Helix* (Pulmonata: Helicidae). *Zoologica Scripta* 44, 3, 263–280
- Ložek V. 1988: Měkkýši a změny prostředí. *Památky a příroda* 13: 547-553
- Mundry, Roger, and Charles L. Nunn. 2009. "Stepwise Model Fitting and Statistical Inference: Turning Noise into Signal Pollution." *American Naturalist* no. 173 (1):119-123. doi: 10.1086/593303.
- Mylonas, M., J. Botsaris, J. Sourdis, and E. Valakos. 1995. "On the development, habitat selection and taxonomy of *Helix* (Jacosta) *siphnica* Kobelt (Gastropoda, Helicellinae)." *Zoological Journal of the Linnean Society* no. 115 (4):347-357. doi: 10.1111/j.1096-3642.1995.tb01428.x.
- Neubert, E. 2014. Revision of *Helix* Linnaeus, 1758 in its east Mediterranean distribution area, with a note on *Helix godetiana* Kobelt, 1878 (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae. *Contributions to Natural History*, 26, 1–200.
- Nordsieck, H. (2007b): Worldwide Door Snails (Clausiliidae), recent and fossil. – 214 pp., 20 pls. *Hackenheim (ConchBooks)*.
- Noshita, K., T. Asami, and T. Ubukata. 2012. "Functional constraints on coiling geometry and aperture inclination in gastropods." *Paleobiology* no. 38 (2):322-334. doi: 10.5061/dryad.6mk023c0.
- Ohbayashi, T., I. Okochi, H. Sato, T. Ono, and S. Chiba. 2007. "Rapid decline of endemic

- snails in the Ogasawara Islands, Western Pacific Ocean." *Applied Entomology and Zoology* no. 42 (3):479-485. doi: 10.1303/aez.2007.479.
- Okajima, R., and S. Chiba. 2009. "Cause of bimodal distribution in the shape of a terrestrial gastropod." *Evolution* no. 63 (11):2877-2887. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00780.x.
- Okajima, R., and S. Chiba. 2011. "How Does Life Adapt to a Gravitational Environment? The Outline of the Terrestrial Gastropod Shell." *American Naturalist* no. 178 (6):801-809. doi: 10.1086/662674.
- Okajima, R., and S. Chiba. 2013. "Adaptation from restricted geometries: the shell inclination of terrestrial gastropods." *Evolution* no. 67 (2):429-437. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01772.x.
- Ozgo, M. 2011. "Rapid evolution in unstable habitats: a success story of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (Gastropoda: Pulmonata)." *Biological Journal of the Linnean Society* no. 102 (2):251-262. doi: 10.1111/j.1095-8312.2010.01585.x.
- Pfenninger, M., M. Hrabakova, D. Steinke, and A. Depraz. 2005. "Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution." *Bmc Evolutionary Biology* no. 5. doi: 10.1186/1471-2148-5-59.
- Price, R. M. 2003. "Columellar muscle of neogastropods: Muscle attachment and the function of columellar folds." *Biological Bulletin* no. 205 (3):351-366. doi: 10.2307/1543298.
- Rundell, R. J., and R. H. Cowie. 2004. "Preservation of species diversity and abundances in Pacific island land snail death assemblages." *Journal of Conchology* no. 38:155-169.
- Serb, J. M., A. Alejandrino, E. Otarola-Castillo, and D. C. Adams. 2011. "Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae)." *Zoological Journal of the Linnean Society* no. 163 (2):571-584. doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00707.x.
- Schilthuizen, M. 2003. "Sexual selection on land snail shell ornamentation: a hypothesis that may explain shell diversity." *Bmc Evolutionary Biology* no. 3. doi: 10.1186/1471-2148-3-13.
- Schilthuizen, M., M. Haase, K. Koops, S. M. Looijestijn, and S. Hendrikse. 2012. "The ecology of shell shape difference in chirally dimorphic snails." *Contributions to Zoology* no. 81 (2):95-101.
- Schilthuizen, M., and S. Looijestijn. 2009. "The sexology of the chirally dimorphic snail species *Amphidromus inversus* (Gastropoda: Camaenidae)." *Malacologia* no. 51 (2):379-387.
- Schmidt, K., C. R. Taylor, and A. Shkolnik. 1971. "Desert snails - problems of heat, water and food." *Journal of Experimental Biology* no. 55 (2):385-&.
- Solem A (1972) Microarmature and barriers in the aperture of land snails. *Veliger* 15: 81–87
- Speiser, B. 2001. Food and feeding behaviour. In: The biology of terrestrial molluscs (G.M. Barker, ed.), pp. 121– 151. *CABI Publishing*, New York.

- Sulikowska-Drozd, A., M. Walczak, and M. Binkowski. 2014. "Evolution of shell apertural barriers in viviparous land snails (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae)." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* no. 92 (3):205-213. doi: 10.1139/cjz-2013-0222.
- Teshima, H., A. Davison, Y. Kuwahara, J. Yokoyama, S. Chiba, T. Fukuda, H. Ogimura, and M. Kawata. 2003. "The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis." *Molecular Ecology* no. 12 (7):1869-1878. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01862.x.
- Wareborn, I. 1992. "Changes in the land mollusk fauna and soil chemistry in an inland district in southern Sweden." *Ecography* no. 15 (1):62-69. doi: 10.1111/j.1600-0587.1992.tb00009.x.
- Welter-Schultes, W. 1992. "Notes on the taxonomy of *Albinaria* of Nisos Dia, Crete (Gastropoda: Clausiliidae)." *Biologia Gallo-hellenica* no.19 (1): 55-61.
- Welter-Schultes, F. W. 2000. "The pattern of geographical and altitudinal variation in the land snail *Albinaria idaea* from Crete (Gastropoda : Clausiliidae)." *Biological Journal of the Linnean Society* no. 71 (2):237-250. doi: 10.1111/j.1095-8312.2000.tb01256.x.
- Welter-Schultes, Francisco W. European non-marine molluscs: a guide for species identification. 1st ed. Göttingen: Planet Poster Editions, 2012, 679 s., 78 s. barev. obr. příl. ISBN 9783933922755.
- World Clim - Global climate data: Free climate data for ecological modeling and GIS. [online]. [cit. 2015-04-24]. Dostupné z: <http://www.worldclim.org/>